



**University of
Zurich^{UZH}**

**Zurich Open Repository and
Archive**

University of Zurich
University Library
Strickhofstrasse 39
CH-8057 Zurich
www.zora.uzh.ch

Year: 2018

Von Goethes dynamischer Pflanzenmorphologie zur evolutionären Entwicklungsbiologie ("EVO-DEVO"): Holismus und Reduktionismus ergänzen sich

Rutishauser, Rolf

Abstract: Wie bei andern Biowissenschaften gibt es innerhalb der Pflanzenmorphologie hauptsächlich zwei Denkschulen. Holistisch veranlagte Vertreter betonen den heuristischen Wert komplementärer Perspektiven, von Kontinuum, Fuzziness und Prozessdenken (im Sinne von «sowohl-als-auch»). Mehr reduktionistisch agierende Pflanzenmorphologen vertrauen auf eindeutige Begriffe und Konzepte (im Sinne von «entweder-oder») und lassen meist nur eine Meinung gelten. Mit beiden Denkweisen vertraut war bereits Goethe in seiner Doppelrolle als Poet und Forscher. – In der heute dominierenden evolutionären Entwicklungsbiologie (Kürzel «EVO-DEVO») leben beide Denkschulen weiter. Goethes dynamische Pflanzenmorphologie behält innerhalb von EVO-DEVO ihren berechtigten Platz, als sinnvolle Ergänzung zu entwicklungsgenetischen Analysen. Will man Organismen um uns herum in ihrer Ganzheit verstehen, so kann auch die mystische Vereinigung mit der zu erforschenden Pflanze zu einem Erkenntnisgewinn führen (so wie es die Nobelpreisträgerin Barbara McClintock vor Jahrzehnten erfahren hat).

Posted at the Zurich Open Repository and Archive, University of Zurich

ZORA URL: <https://doi.org/10.5167/uzh-153156>

Journal Article

Published Version

Originally published at:

Rutishauser, Rolf (2018). Von Goethes dynamischer Pflanzenmorphologie zur evolutionären Entwicklungsbiologie ("EVO-DEVO"): Holismus und Reduktionismus ergänzen sich. *Elemente der Naturwissenschaft*, 108:80-100.

Von Goethes dynamischer Pflanzenmorphologie zur evolutionären Entwicklungsbiologie («EVO-DEVO»): Holismus und Reduktionismus ergänzen sich

Rolf Rutishauser

«Was in der Luft ist und die Zeit fordert, das kann in hundert Köpfen auf einmal entspringen, ohne dass einer es dem andern abborgt.»

(Goethe 1816)¹

Zusammenfassung

Wie bei andern Biowissenschaften gibt es innerhalb der Pflanzenmorphologie hauptsächlich zwei Denkschulen. Holistisch veranlagte Vertreter betonen den heuristischen Wert komplementärer Perspektiven, von Kontinuum, Fuzziness und Prozessdenken (im Sinne von «sowohl-als-auch»). Mehr reduktionistisch agierende Pflanzenmorphologen vertrauen auf eindeutige Begriffe und Konzepte (im Sinne von «entweder-oder») und lassen meist nur eine Meinung gelten. Mit beiden Denkweisen vertraut war bereits Goethe in seiner Doppelrolle als Poet und Forscher. – In der heute dominierenden evolutionären Entwicklungsbiologie (Kürzel «EVO-DEVO») leben beide Denkschulen weiter. Goethes dynamische Pflanzenmorphologie behält innerhalb von EVO-DEVO ihren berechtigten Platz, als sinnvolle Ergänzung zu entwicklungsgenetischen Analysen. Will man Organismen um uns herum in ihrer Ganzheit verstehen, so kann auch die mystische Vereinigung mit der zu erforschenden Pflanze zu einem Erkenntnisgewinn führen (so wie es die Nobelpreisträgerin Barbara McClintock vor Jahrzehnten erfahren hat).

Summary

As in other biological disciplines, there are mainly two schools of thought in plant morphology. Proponents of holism emphasize the heuristic value of complementing (seemingly contradictory) perspectives, accepting a continuum view, fuzziness and process thinking. This coincides with “as-well-as” in philosophy. Reductionists in plant morphology and other sciences appreciate crisp concepts and usually accept just one view as the right one. This way of thinking equals “either-or” in philosophy and may coincide with conceptual realism. Both methods were practiced by Goethe as poet and scientist. He moved freely between these approaches. – Evolutionary developmental biology (abbreviated “EVO-DEVO”) as a modern biological discipline absorbed several aspects of Goethe’s dynamic morphology, including both schools of thought. If we really want to understand development and evolution of living organisms, it may be advantageous to accept even a kind of

1 im Brief an K.F. Zelter, W.A. IV, 27, S. 220 in *Portmann* 1956

mystic union with plants, as already practiced by Barbara McClintock who detected jumping genes in maize.

1. *Einleitung*

Als Pflanzenmorphologe «alter Schule» begegnete ich Goethes Schriften mehrfach. Als Vertreter der Kontinuumsmorphologie, die bei Blütenpflanzen im Laubblatt auch den ganzen Spross erkennt (und umgekehrt) sind mir Goethes Metamorphosebetrachtungen durchaus gegenwärtig. Für mich als Goetheanismus-Neuling ist es etwas schwierig, abzuschätzen, wo ich die EdN-LeserInnen «abholen» darf. Weiter ist zu bedenken, dass die heutige Botanik nahezu vollständig auf Englisch als *Lingua franca* stattfindet, die Sprache Goethes von vielen modernen Biologen nicht mehr gelesen und verstanden wird. Trotzdem schreibe ich hier in der Sprache, die auch meine Muttersprache ist. Nur die Zitate lasse ich vorerst in der englischen Sprache (meist ohne Übersetzung ins Deutsche), dies in der Annahme, dass die meisten Elemente-LeserInnen dies auch verstehen. Hingegen erlaube ich mir, auf Deutsch gemachte Aussagen, die ich in meinem Aufsatz zitiere, gelegentlich in die englische Sprache zu übersetzen.

Als goetheanistischer Novize hatte ich bereits 2004 auf Einladung von Wolfgang Schad an einem Gesprächstreffen an der Universität Witten/Herdecke teilgenommen. Daraus resultierte meine Publikation über den «Bauplan abweichend gebauter Blütenpflanzen (Misfits) – Kontinuumsmodell ergänzt klassische Pflanzenmorphologie» (*Rutishauser 2005*). Darin wird neben dem klassischen Denkmodell, bei dem Laubblatt, Stängel und Wurzel als die drei stets unterscheidbaren Grundorgane bei Gefäßpflanzen (Kormophyten) gelten, auch noch ein komplementäres Sprossmodell vorgestellt, das auf dem «sowohl-als-auch» als Denkansatz beruht: Die Begriffe Laubblatt, Stängel und Wurzel werden hier ebenfalls als Strukturkategorien für die Beschreibung des Pflanzenaufbaus verwendet, gleichzeitig wird aber klargemacht, dass diese drei «Grundorgane» durch Übergangsformen (Mischorgane, Hybridorgane) verbunden sind. Erstaunlicherweise lassen sich beide Modelle, das von Wilhelm Troll (1897–1978) favorisierte «klassische Spross-Wurzel-Modell» als auch das von der britischen Botanikerin Agnes Arber (1879–1960) und dem deutsch-kanadischen Biophilosophen Rolf Sattler vertretene Kontinuumsmodell auf Johann Wolfgang von Goethe zurückführen (siehe historisches Schema in *Rutishauser 2005*).

Die Einladung zum Kongress «Evolving Morphology» (Oktober 2017) löste in mir einen Suchprozess aus, der mich einen Sommer lang begleitete. Ich wusste zwar schon viel über Wachstumsprozesse und Entwicklungsmuster von Pflanzen, hatte mir über die Jahre auch eine Diskussionskompetenz über die heute aktuelle evolutionäre Entwicklungsgenetik (auch bekannt

unter dem Kürzel EVO-DEVO) zugelegt. Doch merkte ich, dass goetheanistische Biologie («Goethean Biology») mehr ist als das Akzeptieren komplementärer Sprossmodelle bei Landpflanzen...

Für mich war die Veranstaltung am Goetheanum vom Oktober 2017 eine Erleuchtung. Ich sah mich plötzlich von ernsthaften SucherInnen umgeben, deren Denkmuster den meinigen nicht unähnlich sind. Komplementarität von Denkansätzen ist heute noch nötiger als früher, denn die Fähigkeit zum Perspektivenwechsel verhilft uns – nicht nur in den Naturwissenschaften – zu mehr Toleranz gegenüber Andersdenkenden. Dadurch befreit man sich auch von Scheuklappen, welche den Blick für biologische Erkenntnisse einengen (vgl. *Sattler* 1986, 2001).

Der vorliegende Aufsatz, der auf meinem Vortrag am Goetheanum (Okt. 2017) basiert, gliedert sich in folgende Abschnitte:

- Heuristische Grenzen des Subjekt-Objekt-Dualismus bei der Erforschung von Pflanzen
- «Sowohl-als-auch» bei Goethe und in den Naturwissenschaften, insbesondere in der Pflanzenmorphologie
- Evolutionäre Entwicklungsbiologie («EVO-DEVO») und ihre wissenschaftshistorischen Wurzeln
- Blüte interpretiert als umgewandelter Kurztrieb: bei Goethe und bei EVO-DEVO
- Nahezu beliebige Umwandlung von Pflanzenorganen: bei Goethe und bei EVO-DEVO
- Von der Kontinuums- zur Prozessmorphologie

2. Heuristische Grenzen des Subjekt-Objekt-Dualismus bei der Erforschung von Pflanzen und anderen Lebewesen

Treffen wir beim Wandern auf eine blühende Wiese, so erfüllt uns der Anblick mit Gefühlen des Glücks und der Freude. So passierte es mir auch, als ich im Spätsommer 2017 am Rande einer Riedwiese einen blühenden Bestand von Teufelsabbiss (*Succisa pratensis*) erblickte. Es beschleicht uns dabei das Gefühl des Einswerdens mit der belebten Natur, die uns umgibt. Für einen streng reduktionistisch arbeitenden Naturforscher haben diese Gefühle kaum etwas zu tun mit seinem Wunsch, das Tier- und Pflanzenleben besser verstehen zu wollen. Er als forschendes Subjekt stellt Hypothesen zur Funktionsweise von Lebewesen auf und versucht dann diese mit entsprechenden Experimenten und der Analyse der zu Grunde liegenden genetischen Netzwerke zu bestätigen. Der Forscher als Subjekt, die belebte Natur um ihn herum (oder im Labor) als zu erforschendes Objekt. Doch so trivial und objektiv ist naturwissenschaftliches Forschen nicht, vor allem

wenn wir an unsere erkenntnispsychologischen Grenzen denken (Heitler 1972). Ohne sich auf Goethe zu beziehen, schreibt Gould:

«Science is not a heartless pursuit of objective information. It is a creative human activity, its geniuses acting more as artists than as information processors.»

(Gould 1977, S. 201)

Goethe schrieb in seiner Publikation «Über den sogenannten Dilettantismus» folgende Sätze, die für wissenschaftliche und künstlerische Pflanzenbetrachtungen als Arbeitsanleitung zu verstehen sind:

«Sehen lernen. Die Gesetze kennen lernen, wornach wir sehen. Den Gegenstand in ein Bild verwandeln. [...] Die Erscheinungen in Begriffe verwandeln. Die Totaleindrücke theilen. Unterscheiden lernen. [...] Mit dem Totaleindruck (ohne Unterscheidung) fangen alle an. Dann kommt die Unterscheidung, und der dritte Grad ist die Rückkehr von der Unterscheidung zum Gefühl des Ganzen, welches das ästhetische ist.»

[«Learn to see. Learn to comprehend the laws how we perceive. To transform the object into an image and the phenomena into concepts. Learn to distinguish, but finally return to the feeling for wholeness and aesthetics of nature.»]

(Goethe, W.A. I, 47, S. 302)²

Goethes Ansatz weist darauf hin, dass der forschende Mensch und das (grüne) Lebewesen als Forschungsgegenstand «hinsichtlich ihrer inneren Natur existentiell miteinander verbunden sind» (Wirz 2008, S. 19). Nur so ist zu verstehen, wie die Pflanzengenetikerin Barbara McClintock (1902–1992), welche im Jahr 1983 für die Entdeckung der springenden Gene («jumping genes») beim Mais (*Zea mays*) den Nobelpreis bekam, bei ihrem ganzheitlichen Forschungsansatz von einem «Feeling for the organism» sprach und damit wohl ein «in Resonanz-Schwingen» (Empathie) von Forschergeist und lebendem Forschungsobjekt meinte. Sie hob damit die Grenze zwischen betrachtendem Forschersubjekt und betrachtetem Forschungsobjekt auf: Was sie betrachtete, wurde Teil von ihr (vgl. Keller 1983, Schmitz 2001). Ganz ähnlich ergeht es uns, wenn wir uns als Biologen

2 in: Polianski I.J. (2004), S. 217

einer bezaubernden Pflanze nähern und verstehen wollen, was Leben ist: «Thinking like a plant» nennt *Holdrege* (2005a) diesen Ansatz. Mit anderen Worten wohl das Gleiche meined: anschauende Urteilskraft [intuitive judgement], empathisches Betrachten [empathic looking], zarte Empirie [delicate empiricism], empfängliche Achtsamkeit [receptive attentiveness], poetisch-intuitives Begreifen der Natur [poetic-intuitive apprehension of nature], Gespräch mit Pflanzen [conversation with plants] (vgl. *Ebach* 2005, *Kirchoff* 2008, *Rieppel* 2011, *Holdrege* 2005a, 2005b, 2014, 2016, *Bortoft* 2012, *Riegner* 2013).

Was genau verbindet Goethes «intuitive Anschauung» (engl. «thinking with the mind's eye» gemäss *Arber* 1946, 1954) mit dem holistischen Ansatz von Goetheanisten, z.B. *Peter Sachtleben* (1994): «Mit den Augen denken lernen»? *Arber* gibt gleich die Antwort:

«It lies midway between sensuous perceptions reached through bodily sight, and the abstract conceptions of the intellect. Actually to <see>, as it were, the solution of a problem, is, to most biologists, an experience as rare as delightful; but Goethe's mind worked in this way all the time.»

(*Arber* 1946, S. 85)

Bei dieser Aussage von *Arber* muss einschränkend bemerkt werden, dass Goethe bei seinen Naturstudien neben dem holistischen Ansatz gelegentlich doch die analytisch-mechanistische Methode wählte, also auch dem Reduktionismus frönte (siehe nächster Paragraph, vgl. *Kirchoff* 2002, *Sattler* 2018).

3. «Sowohl-als-auch» in den Naturwissenschaften, insbesondere in der Pflanzenmorphologie

Goethe ist als Künstler vom Forscher nicht zu trennen. Der Wissenschaftshistoriker *Ernst Peter Fischer*, der auch ein Buch über das «Sowohl-als-auch» in den Naturwissenschaften publiziert hat, übertrug das Gleichnis vom Ginkgo-Laubblatt in einem Essay auf Goethe selbst:

«Goethe selbst war Blatt – nämlich Eins und doppelt –, und wollte die Wissenschaft als Kunst denken, weil auf diese Weise die Ganzheit entsteht, die wir Humanität nennen.»

[«Goethe himself was a leaf, being one and double at once – he accepted science as art because this allowed him a holistic view, called humanity.»]

(*Fischer* 2000)

Für Goethe war deshalb das Denken in scheinbaren Widersprüchen erlaubt. So erwähnt er in einem wissenschaftlichen Gedicht: «Nichts ist drinnen, nichts ist draussen, denn was innen, das ist aussen.» (vgl. *Sattler* 2018) – An einem anderen Ort schrieb Goethe: «Alle Pflanzen sind ähnlich, doch keine gleicht der anderen» (*Sachtleben* 1994, S. 90). Dass Goethes Forschungsansatz zwischen gegensätzlichen Polen oszillierte, hat auch *Kirchoff* (2002, S. 87) klargemacht: «Goethe's method is neither holistic nor reductionistic, but moves freely between these approaches.»

Als Doktorand an der Universität Zürich verfasste ich eine Arbeit über Blattstellungsmuster im Pflanzenreich (*Rutishauser* 1981). Dabei realisierte ich, dass oft nicht nur eine Betrachtungsweise oder Erklärung richtig ist, sondern dass sie durch alternative Ansichten sinnvoll ergänzt werden kann (vgl. auch *Rutishauser & Sattler* 1985).

Als Interpretin von Goethes Werk half mir die britische Botanikerin und Philosophin Agnes Arber. *Arber* (1946) war es, die als Erste Goethes »Metamorphose der Pflanzen« in die englische Sprache übersetzt und kommentiert hat. *Flannery* (1995) hat in einem lesenswerten Essay Agnes Arber gewürdigt. Sie war als Tochter eines Kunstmalers auch begabt in der zeichnerischen Wiedergabe von Pflanzen. Sie vertrat schon Mitte des letzten Jahrhunderts die Ansicht, dass ein Laubblatt gewisse Aspekte der ganzen Pflanze in sich trage und dies auch in der Formgebung zum Ausdruck komme (vgl. *Kirchoff* 2001, *Rutishauser & Isler* 2001, *Sattler* 2001). *Arber* (1950) sprach von Laubblättern als »partial-shoots«, d.h. von Laubblättern, die nur einen Teil der Entwicklung ganzer Sprosse (Zweige) durchlaufen. So wurden plötzlich Übergänge zwischen Blatt und Spross denkbar. Das Laubblatt konnte fortan sowohl als eigenständiges Organ als auch als partielle Wiederholung der Entwicklung der ganzen Pflanze verstanden werden: »sowohl-als-auch« (nicht nur ein »entweder-oder« im Sinne von *Wilhelm Troll* 1937, 1939, 1941).

Arber (1946, 1950) wusste den gegensätzlichen, von *Troll* eingenommenen Standpunkt durchaus zu würdigen. Für *Troll* war Goethe der Begründer der Pflanzenmorphologie schlechthin, dessen Einfluss auch heute noch spürbar ist (vgl. *Meister* 2005, *Rieppel* 2011). Nur war *Troll* als »Goethes Jünger« nicht bereit, Goethes Komplementaritäts- und Kontinuumsdenken zu übernehmen. Für ihn reichte das Denken in Schablonen, Kategorien, das Goethe in seinen naturwissenschaftlichen Studien auch gepflegt hatte (*Troll* 1932). Doch im Sinne Goethes verträgt die Vielfalt des Lebens eine Vielfalt von Interpretationen (*Sattler* 2018).

Als philosophisch angehauchter Pflanzenmorphologe mit Sinn für alternative Thesen hatte ich bei wissenschaftlichen Kongressen gelegentlich einen schweren Stand. Komplementäres Denken und Perspektivismus waren

nicht überall beliebt, auch nicht an meinem langjährigen Arbeitsort, dem Institut für Systematische und Evolutionäre Botanik (ISEB-UZH). Gefordert werden in den Naturwissenschaften vor allem eindeutige Aussagen (vgl. *Kirchoff et al.* 2008). Mit publizierten Aussagen wie «Ich bin auch ein Schiff» (*Rutishauser & Isler* 2001) und «Pflanzen sind es gewohnt, Identitätskrisen zu haben» (*Rutishauser et al.* 2008) erntete ich bei einigen Kollegen nur Kopfschütteln. Doch häufig sind sich die in klaren Bahnen denkenden Biologen ihrer Axiome (Glaubenssätze) gar nicht bewusst. Zahlreiche Philosophen und Naturwissenschaftler (z.B. *Meyer-Abich* 1954, *Sattler* 1986, 1996, *Korzybski* 2010) akzeptieren zwei oder mehr komplementäre (bzw. scheinbar widersprüchliche) Betrachtungsweisen, um Form und Funktion lebender Systeme zu erklären (für illustrierende Beispiele aus der Botanik siehe *Sattler & Rutishauser* 1990, 1997, *Rutishauser & Isler* 2001, *Rutishauser* 2016). Schon *Goethe* (1790) präsentierte für Sprosspflanzen komplementäre Modelle, wie Laubblätter an Stängeln ansetzen bzw. Laubblätter als «Phytomere» mit ihren Basen den Stängel aufbauen (vgl. Tabelle 1 in *Rutishauser & Sattler* 1985).

4. Evolutionäre Entwicklungsbiologie («EVO-DEVO») und ihre wissenschaftshistorischen Wurzeln

4.1 Präformation kontra Epigenese als Wissenschaftsstreit zu Goethes Zeiten

Als Einstieg dazu der folgende wissenschaftshistorische Exkurs, der vom Evolutionsbiologen Stephen J. Gould. stammt. Er offenbart sich als Perspektivist, wenn er über einen alten Wissenschaftsstreit berichtet, der (nur scheinbar) zu Gunsten der Epigenetiker beigelegt wurde:

«Most great debates are resolved at Aristotle's golden mean, and this is no exception. From our perspective today, the epigeneticists were right; organs differentiate sequentially from simpler rudiments during embryological development; there are no preformed parts. But the preformationists were also right in insisting that complexity cannot arise from formless raw material – that there must be something within the egg to regulate its development.»

(*Gould, S.J.* 1977, S. 205)

Dieses «something» – das Etwas, das in der Eizelle die Entwicklung reguliert – entpuppte sich lange nach Goethe und Darwin als das in der DNA gespeicherte Erbgut, als die Welt der genetischen Netzwerke. Der oben von

Gould zitierte Wissenschaftsstreit wurde aber zur Zeit des jungen Goethe ausgetragen, wobei *Caspar Friedrich Wolff* (1759), auf den sich Goethe mehrfach berief, zu den Epigenetikern gehörte (Wyder 1998). Wolff verstand das Werden der Organe als allmähliche Aufeinanderfolge mannigfaltiger Differenzierungsprozesse. Es war ja auch Wolff, der in den Sprossknospen von Landpflanzen undifferenzierte Zellgruppen fand, aus denen sich Laub- und Blütenblätter entwickeln. Er nannte diese Blattbildungs-herde «Vegetationskegel». Heute heissen sie auf Deutsch Vegetationspunkte [engl. «shoot apical meristems»].

4.2 Goethes genetische Methode

Der Begriff «genetisch» stammt aus dem 18. Jh. und findet sich auch in Goethes Schriften (Fischer 2000, 2010). Das Wort meint bei ihm viel mehr als nur «von Kausalfaktoren (Genen)» bestimmt. Goethe empfand als «genetische Methode» für alle Naturwissenschaft die Aufgabe, das Bilden und Formen einer Gestalt aus einem Grundbauplan heraus zu verstehen. Dabei ist dieser Grundbauplan nicht statisch sondern dynamisch zu verstehen. Nach Goethe sind wir genötigt (verpflichtet), «die gesamte Natur als ein unendliches in ewiger Bildung und Umbildung begriffenes Ganzes zu denken.» Ist einmal das Grundprinzip des Entwicklungsmusters einer Pflanzengruppe erfasst, so können daraus auch weitere Lebensformen gedacht werden, welche noch gar nicht existieren. Heute nennt man den theoretischen Raum aller denkbaren Formen innerhalb einer Organismengruppe ihren «Morphospace» (Riegner 2013, Minelli 2018).

4.3 Goethes Morphologie als dynamisch aufgefasste Gestaltlehre

Das dynamische Denken, wie es Goethe pflegte, enthielt neben der Entwicklung der Einzelorganismen auch deren Evolution im Rahmen der Erdgeschichte: «Sie [die Natur] schafft ewig neue Gestalten; was da ist, war noch nie; was war, kommt nicht wieder: alles ist neu und doch immer das Alte» (Zitat aus Goethes «Fragment über die Natur», vgl. Meyer-Abich 1949, S. 75). Goethes Morphologie wird dank dem Metamorphosebegriff zur dynamisch aufgefassten Gestaltlehre: Tiere werden zu Menschen (und Menschen zu Engeln). Gemäss Goethe mag auch in Pflanzen etwas Animalisches stecken. Schon der Botaniker August Batsch (1761–1802), der Partner von Goethe und Mitbegründer des Jenaer Botanischen Gartens, hat die natürliche Verwandtschaft unter Pflanzen als dynamisches Netzwerk verstanden und auch die Wandelbarkeit von Pflanzenarten postuliert:

«[...] selbst in der freyen Natur zeigt sich zuweilen ein auffallendes Formenspiel bey einer und derselben Art. [...] Und selbst bey den entschiedensten Arten wissen wir nicht, ob sie in den frühesten Zeiten des Erdballs dieselben waren.»

(Polianski 2004, S. 225–227)³

Selbst *Charles Darwin* (1859) schätzte Goethe als Vorläufer der Evolutionstheorie und pries dessen «genetische Methode». Goethe hatte bereits 1794 darauf hingewiesen, dass die Frage nicht lautet, *wozu* das Rind seine Hörner bekommen habe, sondern *wie*. Hier erscheint Goethe auch als Vorläufer von EVO-DEVO.

4.4 Evolutionäre Entwicklungsbiologie («EVO-DEVO») heute

Individualentwicklung (Ontogenie) und Stammesentwicklung (Phylogenie) der Lebewesen hängen irgendwie zusammen. Das haben schon Goethe und Batsch erahnt. Erst im Zusammenhang mit Darwins Erkenntnissen, der anschliessenden Entdeckung der Gene und den heute möglichen Analysen des Erbguts wurde die innige Verknüpfung von Phylogenie («EVOlution») und Individualentwicklung (engl. «DEVelOpment») offensichtlich (siehe *Wikipedia*-Verweis in Literaturliste, *Rutishauser & Moline* 2005). Es ist mir im Rahmen dieses Aufsatzes nicht möglich, genauer zu ergründen, was alles heute die salopp als «EVO-DEVO» abgekürzte evolutionäre Entwicklungsbiologie beinhaltet. Schon *Schilperoord-Jarke* (2000), *Riegner* (2013), *Niklas & Kutschera* (2017) haben Goethes Methode mit der heute üblichen EVO-DEVO-Forschung verglichen. Als lesenswerte Einführung in EVO-DEVO bei Pflanzen empfehle ich das Buch von *Alessandro Minelli* (2018), das folgende vier Aussagen betont (siehe auch *Langdale* 2008, *Wagner* 2014, *Harrison* 2017):

- (A) In letzten 20 Jahren: Aufschwung von EVO-DEVO als neuem Forschungsansatz, um die phänotypische Evolution & Entwicklung besser zu verstehen. [Last 20 years: rapid growth of EVO-DEVO as new approach to understanding the evolution & development of organismic form]
- (B) EVO-DEVO fokussiert auf Entwicklungsgenen, von denen die Organismen (Phänotypen) in ihrer Ontogenie abhängen. [To a considerable extend, EVO-DEVO deals with developmental genes, their evolution & their expression]

3 vgl. *Wyder* 1998 über Goethes Zeitgenossen, welche bereits an die Evolution glaubten

- (C) EVO-DEVO erklärt die Entstehung einer Vielzahl neuer Phänotypen, während Darwins Selektionstheorie lediglich erklärt, welche davon überleben! [EVO-DEVO explains the ARRIVAL of the fittest whereas Darwinism explains its SURVIVAL]
- (D) EVO-DEVO betont die Notwendigkeit vergleichend-morphologischer Forschung an Phänotypen. Diese werden zumeist als Entwicklungsprodukte verstanden, von denen nur die gut Angepassten überleben. [There is a strong need to focus on the phenotype which is at the same time the product of development and the direct target of selection]

4.5 Zukunft von EVO-DEVO und Abkehr von einem allzu eng verstandenen genetischen Determinismus

Schon die Pflanzengenetikerin Barbara McClintock war sich der Grenzen einer genzentrierten Weltsicht bewusst (vgl. Keller 1983, S. 178–181). Während in der ersten Euphorie von EVO-DEVO noch der genetische Determinismus dominierte, werden heute auch in Biologie und Medizin die Stimmen lauter, welche im Sinne von Johannes Wirz (2000, S. 323) die Bedeutung der Gene für die Entwicklungssteuerung relativieren: «Gene sind keine Ursachen, weder für die Entwicklungsprozesse noch für die biologische Gestalt. Sie werden vielmehr vom Organismus als Bedingungen während der Gestaltbildung aufgerufen und integriert.» Im gleichen Sinne äusserte sich schon Budd (1999): «It is form that captured genes more than it is genes that created form.» Im Zusammenhang mit der Wiederverwendung (engl. «co-option») bereits vorhandener Gene beim Auftreten neuer Organkomplexe und Organismengruppen während der Evolution drückte sich Carroll (2005) metaphorisch aus: «The evolution of form is largely about teaching old genes new tricks» (vgl. auch Rosin & Kramer 2009, Brakefield 2011, Harrison 2017, Minelli 2018). Es ist zu erwarten, dass EVO-DEVO in den kommenden Jahren wieder einen Quantensprung nach vorne macht, da heute schon mit Epigenetik, Genomik, Transkriptomik, Proteomik und Computersimulation neue Techniken zur Verfügung stehen, welche das entwicklungsbiologische Labor einmal mehr revolutionieren werden (Lei et al. 2017, Niklas & Kutschera 2017, Ledford 2018). Es ist zu hoffen, dass damit auch ein Umdenken stattfindet: Gene haben bei der Steuerung von Entwicklungsprozessen durchaus ihren Platz; nur sollte man ihre Bedeutung nicht überschätzen! Auch Bioinformatiker wie Pruskiewicz & Barbier de Reuille warnen vor einem allzu engen genetischen Determinismus, wenn wir das Wachstum und Entwicklung von Lebewesen verstehen wollen:

«Form [...] is not genetically programmed in detail, but results from a coarse genetic control of growth rates, complemented by emergent processes induced by geometric constraints of space and elasticity.»

(Pruskiewicz & Barbier de Reuille 2010)

Das Genom enthält also keine detaillierten Anweisungen für die Gestaltentwicklung. Der Organismus entsteht vielmehr in einem Netzwerk vielstufig regulierter Prozesse, die mit aktuellen Umgebungseinflüssen interagieren. Genetischer Determinismus schliesst nicht nur den Zufall aus, sondern auch die menschliche Freiheit! Deshalb sind philosophische Forschungsprojekte, welche das gen-deterministische Denken und Sprechen in Biologie, Medizin und Öffentlichkeit kritisch hinterfragen, sehr zu begrüßen. Dazu zählt das Projekt «Befreiungsbiologie» des an der ETH Zürich forschenden Biophilosphen Alex Gamma (*Hafner* 2012, *Gamma*, in Vorb.).

5. Blüte interpretiert als umgewandelter Kurztrieb: bei Goethe und bei EVO-DEVO

Goethe weist (im Gegensatz zu Linné) graduelle Uebergänge der Blütenorgane (also zwischen Kelch-, Kron-, Staub- und Fruchtblättern) als Abwandlungen einer prototypischen Struktur und somit «die innere Identität der verschiedenen Pflanzentheile» nach (*Goethe* 1790, §111, vgl. *Polianski* 2004, S. 207/8).

Eine mögliche Bestätigung von Goethe's Metamorphose-Hypothese der Blütenblätter gelang Entwicklungsgenetikern um *Coen* (2001) und *Goto et al.* (2001). Im sogenannten ABC Modell wird die Entwicklungssteuerung für die vier klar unterscheidbaren Blütenorgankreise (Kelch, Krone, Staubblätter, Fruchtknoten) bei Modellpflanzen wie Löwenmaul (*Antirrhinum*) und Schmalwand (*Arabidopsis*) durch das Zusammenspiel von Organidentitätsgenen erklärt (*Schilperoord-Jarke* 2000, *Rosin & Kramer* 2009, *Soltis & Soltis* 2014). Dieses Modell hat sich bis heute gehalten, wurde seither aber modifiziert. Die Übertragung des ABC Modells auf Blütenpflanzen mit fehlender Differenzierung in Kelch und Krone wie Tulpen (*Tulipa*) und Lilien (*Lilium*) führten zum «Sliding Boundary» Modell («Gleitende-Grenzen» Modell), bei dem die für die Bildung farbiger Kronblätter zuständigen B-Gene gleichzeitig mit den für den Kelch zuständigen A-Genen aktiv werden. Dadurch wird auch der Kelch (bzw. die ganze Blütenhülle = Perigon) farbig. Allmähliches Einschalten und Ausschalten der Organidentitätsgene A, B & C (vergleichbar mit Crescendo und Decrescendo in der Musik) findet sich beim «Fading Boundary» Modell («Fliess-Grenzen» Modell). Durch eine graduelle A-B-C Genexpression wird bei Seerosen (*Nymphaea*), Magnolien (*Magnolia*) und anderen ursprünglichen Blütenpflanzen das Auftreten von

allmählich ineinander übergehender Blütenorgane («organs of intergrading morphologies») zumindest hypothetisch erklärt (Soltis *et al.* 2007, Soltis & Soltis 2014, Wróblewska *et al.* 2015). So zeigen Erkenntnisse der molekularen Entwicklungs-genetik, dass die Benennung und Abgrenzung von Strukturkategorien bei Blütenpflanzen gelegentlich unscharf («fuzzy») sein kann und diese Begriffsunschärfe («fuzziness») in der entwicklungs-genetischen Steuerung begründet ist (Kirchoff *et al.* 2008, Rutishauser *et al.* 2008, Minelli 2018). – Nicht verschwiegen werden darf, dass auch heute noch die Homologisierbarkeit von Stamina («Staubblättern») und Karpellen («Fruchtblättern») mit Laubblättern («Phyllomen») von zahlreichen Botanikern angezweifelt wird, z.B. von Plantefol (1949), Sattler (1988) und Classen-Bockhoff (2016). Darauf kann hier nicht näher eingegangen werden.

6. Nahezu beliebige Umwandlung von Pflanzenorganen: bei Goethe und bei EVO-DEVO

«Ein jeder, der das Wachstum der Pflanzen nur einigermaßen beobachtet, wird leicht bemerken, dass gewisse äussere Teile derselben sich manchmal verwandeln und in die Gestalt der nächstliegenden Teile bald ganz, bald mehr oder weniger übergehen.»

(Goethe, 1790, §1)

Zu diesem allgemeinen Postulat von Goethe lassen sich heute zahlreiche Arbeiten von Entwicklungsgenetikern finden, die das Auftreten verzweigter Laubblätter durch die Beteiligung von Genen (z.B. KNOX) erklären, welche sonst nur im Sprossvegetationspunkt (engl. «shoot apical meristem») aktiv sind (z.B. Rosin & Kramer 2009, Katayama *et al.* 2010). Schon Vergara-Silva gab eine entwicklungs-genetische Erklärung für das Auftreten von Übergangsformen zwischen Organkategorien, z.B. zwischen Stängeln und Blättern, zwischen Wurzeln und Sprossen:

«Distinct groups of genes that in principle act in one categorical structure, are also expressed in another, and [...] the consequence that this overlapping pattern has on cell differentiation is an effective blurring of the phenotypic boundary between the structures themselves.»

[«Gene, welche im Prinzip nur in einer Strukturkategorie agieren, werden auch in einer anderen exprimiert, und [...] diese Überlappung von Genexpressionen führt im Phänotyp zu einem Verwischen von Strukturgrenzen»]

(Vergara-Silva 2003, S. 260)

Vergleichende Studien zur Entwicklung von Fiederblättern bei Landpflanzen zeigten, dass diese sich oft dreidimensional verzweigen (*Rutishauser & Sattler 1997, Lacroix et al. 2003*). Bereits *Agnes Arber (1950)* erkannte, dass Fiederblätter bei Landpflanzen – wenigstens bis zu einem gewissen Grad – beblätterten Stängeln (also ganzen Sprosssystemen) homolog sind. *Arber (1950)* nannte ihre (r)evolutionäre Hypothese «partial-shoot theory of the leaf» (*Kirchoff 2001, Rutishauser & Isler 2001, Sattler 2001*). So scheint es ein Kontinuum zwischen morphologischen Kategorien, speziell zwischen den Grundorganen «Blatt» (Phyllom) und «Spross» zu geben, obwohl (als scheinbarer Widerspruch) das Blatt ja auch Bestandteil des Sprosses ist (*Jeune & Sattler 1992, Sattler & Jeune 1992*). Ansatzweise hegte bereits Goethe ähnliche Gedanken (vgl. *Sattler 2018*). Befunde aus der molekularen Entwicklungsgenetik bestätigten diese These zur Evolution des Landpflanzenlaubblattes. *James (2009)* vereinfachte diesen Sachverhalt wie folgt: «It is now widely accepted that [...] radiality [characteristic of most shoots] and dorsiventrality [characteristic of leaves] are but extremes of a continuous spectrum. In fact, it is simply the timing of the KNOX gene expression!»

6.1 Mischorgane mit Merkmalen von Stängeln und Blättern bei den auf tropische Wasserfälle spezialisierten Blütentangen (Podostemaceae)

Im Gegensatz zu vielen typischen Blütenpflanzen haben die mit den Johanniskräutern (*Hypericum*) verwandten Blütentange (*Podostemaceae*) als Standortspezialisten auf untergetauchten Felsen in tropischen Wasserfällen und Stromschnellen sonderbare Pflanzenformen entwickelt. Blütentange kommen erst zum Blühen, wenn das Wasser am Ende der Regenzeit zurückweicht. Der wohl vor gut 70 Millionen Jahren erfolgte Evolutionsschritt hinein ins reissende Flusswasser brachte einen Totalumbau des Pflanzenkörpers mit sich, der auch die genetischen Entwicklungsprogramme für Blatt, Stängel und Wurzel durcheinanderwirbelte (*Katayama et al. 2010, Kato 2013, 2016, Rutishauser et al. 2008, Rutishauser 2016*). Darauf deutete bereits der Wasserpflanzenforscher *Schenk (1886, S. 50)* hin, wenn er zu den Podostemaceen boshaft bemerkte: «So werden hier die für Landpflanzen gültigen Beziehungen von Stamm, Wurzel und Blatt zum Ärger der schematisierenden Morphologen in der tollsten Weise völlig umgekehrt.» Beeindruckend ist bei dieser Wasserpflanzenfamilie die ungeheure Formenvielfalt der Photosynthese treibenden Haftorgane, die von «klassischen» Wurzeln mit endogener Verzweigung bis zu völlig abgeflachten krustenartigen Strukturen reicht, welche ohne Wurzelhauben auskommen und sich exogen verzweigend an den überspülten Fels ankleben (*Rutishauser 2005*). – Bei den Blütentangen treten auch einzigartige Sprossbildungen mit terminalen (endständigen) «Laubblättern» auf. Diese wurden durch

Katayama et al. (2010) mit der Expression von Sprossgenen in Blattprimordien erklärt. Dadurch ergeben sich bei den meisten Podostemaceen «stem-leaf mixed organs», also Mischorgane mit Merkmalen von Stängeln und Blättern. Die damit verbundenen Sprossverzweigungsmuster finden sich bei «normalen Blütenpflanzen» (inkl. *Hypericum*) nicht. Für *Eckardt & Baum* (2010) sind diese entwicklungsgenetischen Befunde bei Blütentangen nur eines von mehreren Beispielen für Begriffsunschärfe bei Blättern und Sprossen (Stängeln) der Gefäßpflanzen: «It is now generally accepted that compound leaves express both leaf and shoot properties». Zum Auftreten weiterer Mischorgane mit Eigenschaften von Blättern und Stängeln sei auf die entwicklungsgenetischen Studien von *Nakayama et al.* (2012) bei der Spargelverwandtschaft (*Asparagaceae*) verwiesen.

6.2 Scheinbarer Wurzelverlust bei den karnivoren Wasserschläuchen (*Utricularia*, *Lentibulariaceae*)

Dazu findet sich eine ausführliche und bebilderte Beschreibung bei *Rutishauser* (2005, S. 134–137, 2016). Nach der gängigen Ansicht im Stil der klassischen «entweder-oder» Pflanzenmorphologie haben die Wasserschläuche (Gattung *Utricularia*) innerhalb der *Lentibulariaceae* ihre Wurzeln verloren, während sie bei den ursprünglicheren Fettblättern (Gattung *Pinguicula*) noch vorhanden sind (*Troll & Dietz* 1954). Eine gewisse Ähnlichkeit von *Utricularia*-Stolonen (Ausläufern) mit oft haubenlosen *Pinguicula*-Wurzeln erlaubt jedoch auch einen »sowohl-als-auch« Ansatz im Sinne des Kontinuums zwischen Strukturkategorien. Nach dieser alternativen Hypothese haben die Wurzelspitzen des *Pinguicula*-artigen Vorläufers beim Evolutionsschritt zu *Utricularia* einfach «gelernt», exogen Laubblätter zu bilden (*Rutishauser* 2005, 2016). Dadurch wurde die Wurzelspitze (engl. «root apical meristem») zur Stolonspitze (engl. «shoot apical meristem»). Diese Idee scheint aber den meisten Entwicklungsbiologen noch so verwegen zu sein, dass sie lieber im Genom nach Genen suchen, welche bei *Utricularia* den Wurzelverlust bewirken (z.B. *Renner et al.* 2017). Dieses Beispiel illustriert, wie Dogmen, z.B. der Glaube, dass bei Blütenpflanzen aus einer Wurzel durch den «sekundären» Erwerb von Blattprimordien keine Sprossachse entstehen kann, Forscher daran hindern, das Udenkbare zu denken. Die auf der «sowohl-als-auch»-Philosophie basierende Kontinuumsmorphologie kennt weniger derartige Scheuklappen.

7. Von der Kontinuumsmorphologie zur Prozessmorphologie

Wird man sich bewusst, dass «Laubblatt», «Stängel» und «Wurzel» nur Wort-hülsen für die Kombination gewisser Entwicklungsprozesse bei Gefäßpflanzen sind, ist man auch eher bereit, bei gewissen Pflanzen Übergangsformen

zwischen diesen Grundorganen zu akzeptieren oder – noch radikaler – ganz auf Strukturbegriffe zu verzichten zu Gunsten von Entwicklungsprozessen, welche mit «steuernden» genetischen Netzwerken verknüpft sind (*Sattler* 1992, 1994, *Sattler & Rutishauser* 1997, *Langdale* 2008, *Rutishauser* 2016). So schreibt *Sattler* auf seiner lesenswerten «Beyond-Wilber» Internet-Webseite: «A structure is not seen as having processes, a structure is seen as process(es).» Der Dualismus zwischen Struktur und Prozess wird somit aufgehoben. Eine Erweiterung dieses prozessphilosophischen Ansatzes findet sich bei *Nicholson & Dupré* (2017): «The living world is a world of process rather than a world of things.» Bei den Goetheanisten finden sich ähnliche Denkweisen, so z.B. bei *Holdrege* (2005b: «Thinking fluid and dynamic»), ebenso bei *Sachtleben* (1994, S. 89): «Die Pflanze aber ist beweglich. Sie ist Dynamik, ist Metamorphosis, Metamorphosieren, Morphodynamik, Morphogenesis. Eine Wissenschaft über sie wäre vielleicht als dynamische Morphologie zu bezeichnen.» [engl. «The plant is dynamic, is metamorphosis, morphodynamics, morphogenesis. The science about it may be called dynamic morphology.»]

Dank

- Meinem Doktorvater Otto Rohweder (*1919) als «kryptischem Goetheanisten»
- Rolf Sattler, dessen Denken und Naturstudien zu Komplementarität, Kontinuum und Prozessmorphologie mich stark geprägt haben
- Agnes Arber (1879–1960), die mir die Augen öffnete für Goethes Welt-sicht
- Alessandro Minelli als «Evo-Devo» Allrounder, der mich vertraut machte mit vergleichbaren Lebensphänomenen in der Tierwelt
- Allen OrganisatorInnen & Gastgebern des Kongresses «Evolving Morphology» am Goetheanum (Oktober 2017)

Literatur

- Arber*, A. (1946): Goethe's Botany: The Metamorphosis of Plants (1790) and Tobler's Ode to Nature (1782). *Chronica Botanica* 10, S. 63–126.
- Arber*, A. (1950): The natural philosophy of plant form. Cambridge.
- Arber*, A. (1954): The mind and the eye. A study of the biologist's standpoint. Cambridge. Deutsche Übersetzung erschienen 1960: Sehen und Denken in der biologischen Forschung. Reinbek bei Hamburg.
- Bortoft*, H. (2012): Taking appearance seriously. The dynamic way of seeing in Goethe and European thought. Edinburgh, U.K.
- Brakefield*, P. (2011): Evo-devo and accounting for Darwin's endless forms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366, S. 2069–2075.

- Budd, G.E.* (1999): Does evolution in body patterning genes drive morphological change or vice versa? *BioEssays* 21, S. 326–332.
- Carroll, S.B.* (2005): The new science of evo-devo, endless forms most beautiful. New York.
- Classen-Bockhoff, R.* (2016): The shoot concept of the flower: Still up to date? *Flora* 221, S. 46–53.
- Coen, E.S.* (2001): Goethe and the ABC model of flower development. *C.R.Acad.Sci.* 324, S. 1–8.
- Darwin, C.* (1859): The origin of species. London. Deutsche Ausgabe 1963. Die Entstehung der Arten. Stuttgart.
- Ebach, M.C.* (2005): *Anschaung* and the archetype: The role of Goethe's delicate empiricism in comparative biology. *Janus Head* 8(1), S. 254–270.
- Eckardt, N.A., Baum, D.* (2010): The podostemad puzzle: The evolution of unusual morphology in the Podostemaceae. *The Plant Cell* 22, S. 2131–2140.
- Fischer, E.P.* (2000): Goethe und die Gene. *Roche Magazin* 65, S. 52–57.
- Fischer, E.P.* (2010): Genetisch kommt von Goethe. *Die Zeit online*: www.zeit.de/2010/38/Debatte-Integration-Gene; vgl. auch: www.wissenschaft.de/umwelt-natur/genetisch-kommt-nicht-von-genen-sondern-von-goethe/
- Flannery, M.C.* (2003): Agnes Arber: form in the mind and the eye. *International Studies in the Philosophy of Science* 17(3), S. 281–300.
- Keller, E.F.* (1983): A feeling for the organism. The life and work of Barbara McClintock. New York, San Francisco.
- Gamma, A.* (in Vorbereitung): Buchprojekt «Befreiungsbiologie». <http://files7.webydo.com/91/9184053/UploadedFiles/D12104DC-7985-0755-8015-D117D4ECAFB3B.pdf>
- Goethe, J.W.* (1790): Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha. Neuauflage 1960 mit Anmerkungen und Einleitung von Rudolf Steiner. Stuttgart.
- Goto, K., Kyojuka, J., Bowman, J.L.* (2001): Turning floral organs into leaves, leaves into floral organs. *Current Opinion in Genetics & Development* 11, S. 449–456.
- Gould, S.J.* (1973): Ever since Darwin. Reflections in Natural History. New York 1977.
- Hafner, U.* (2012): Im Bann der DNA. Schweiz. Nationalfonds Forschungsmagazin Horizonte, S. 14–15. https://issuu.com/snsf/docs/horizonte_95_d
- Harrison J.C.* (2017): Development and genetics in the evolution of land plant body plans. *Philosophical Transactions Royal Society B* 372: 20150490. 12 pages. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0490>

- Heitler, W. (1972): Naturwissenschaft ist Geisteswissenschaft. Zürich.
- Holdrege, C. (2005a): Thinking like a plant. A living science for life. Great Barr.
- Holdrege, C. (2005b): Doing Goethean Science. *Janus Head* 8, S. 27–52.
- Holdrege, C. (2014): Goethe and the Evolution of Science. In: *Context* 31, S. 10–23.
- Holdrege, C. (2016): Active thinking-perceiving. *Elemente d. N.* 104, S. 13–20.
- James, P.J. (2009): «Tree and leaf»: a different angle. *The Linnean* 25, S. 13–19.
- Jeune, B., Sattler, R. (1992): Multivariate analysis in process morphology. *Journal of Theoretical Biology* 156, S. 147–167.
- Katayama, N., Koi, S., Kato, M. (2010): Expression of *SHOOT MERISTEMLESS*, *WUSCHEL*, and *ASYMMETRIC LEAVES1* homologs in the shoots of Podostemaceae: implications for the evolution of novel shoot organogenesis. *The Plant Cell* 22, S. 2131–2140.
- Kato, M. (2013): The illustrated book of plant systematics in color: Podostemaceae of the world. Tokyo [in Japanese, with English summaries].
- Kato, M. (2016): Multidisciplinary studies of the diversity and evolution in river-weeds. *Journal of Plant Research* 129(3), S. 397–410.
- Keller, E.F. (1983): A feeling for the organism. The life and work of Barbara McClintock. New York, San Francisco.
- Kirchoff, B.K. (2001): Character description in phylogenetic analysis: Insights from Agnes Arber's concept of the plant. *Annals of Botany* 88, S. 1203–1214.
- Kirchoff, B.K. (2002): Aspects of a Goethean science: complexity and holism in science and art. In: Rowland, H. (Hg.): *Goethe, Chaos and Complexity*. Amsterdam, S. 79–89, S. 189–194.
- Kirchoff, B.K. (2008): Emerson's science of the spirit. A visual interpretation of Emerson's natural history of intellect. Mebane NC.
- Kirchoff, B.K., Pfeifer, E., Rutishauser, R. (2008): Plant structure ontology: How should we label plant structures with doubtful or mixed identities? *Zootaxa* 1950, S. 103–122.
- Koi, S., Katayama, N. (2012): Gene expression analysis on enigmatic shoots in Podostemaceae. *Plant Morphology* 24, S. 73–80.
- Korzybski, A. (2010): *Science and Sanity: An introduction to non-Aristotelian systems and general semantics*. 5th edition. Institute of General Semantics. Fort Worth (Texas). 1st edition 1948. <http://esgs.free.fr/uk/art/sands.htm>
- Lacroix, C., Jeune, B., Purcell-Macdonald, S. (2003): Shoot and compound leaf comparisons in eudicots: dynamic morphology as an alternative approach. *Botanical Journal of the Linnean Society* 143, S. 219–230.

- Langdale J.A.* (2008): Evolution of developmental mechanisms in plants. *Current Opinion in Genetics & Development* 18, S. 368–373.
- Ledford H.* (2018): Botanical renaissance. Advances in genomics and imaging are reviving a fading discipline. *Nature* 553, S. 396–398. www.nature.com/magazine-assets/d41586-018-01075-5/d41586-018-01075-5.pdf
- Lei, L., Steffen, J.G., Osborne, E.J., Toomajian, C.* (2017): Plant organ evolution revealed by phylotranscriptomics in *Arabidopsis thaliana*. *Scientific Reports* 7: 13 pages. DOI:10.1038/s41598-017-07866.6.
- Meister, K.* (2005): Wilhelm Troll (1897–1987). The tradition of idealistic morphology in the German Botanical Sciences of the 20th century. *History and Philosophy of Life Sciences* 27, S. 221–247.
- Meyer-Abich, A.* (1949): Biologische Gesetzlichkeit. In: *Das Problem der Gesetzlichkeit, Band 2: Naturwissenschaften*. Hamburg, S. 73–116.
- Meyer-Abich, A.* (1954): The principle of complementarity in biology. *Acta Biotheoretica* 11, S. 57–74.
- Minelli, A.* (2018): Plant evolutionary biology. The evolvability of the phenotype. New York.
- Nakayama, H., Yamaguchi, T., Tsukaya, H.* (2012): Acquisition and diversification of cladodes: leaf-like organs in the genus *Asparagus*. *The Plant Cell* 24, S. 929–940.
- Nicholson, D.J., Dupré, J.* (Hg.) (2017): Everything flows: Towards a processual philosophy of biology. Oxford.
- Niklas, K.J., Kutschera, U.* (2017): From Goethe's plant archetype via Haeckel's biogenetic law to plant evo-devo 2016. *Theory of Biosciences* 136, S. 49–57.
- Plantefol, L.* (1949): *L'ontogénie de la fleur*. Paris.
- Polianski, I.J.* (2004): Die Kunst, die Natur vorzustellen. Die Aesthetisierung der Pflanzenkunde um 1800. *Minerva – Jenaer Schriften zur Kunstgeschichte* 14.
- Portmann, A.* (1956): *Biologie und Geist*. Zürich. Taschenbuchausgabe. Frankfurt 1973.
- Prusinkiewicz, P., Barbier de Reuille, P.* (2010) : Constraints of space in plant development. *Journal of Experimental Botany* 61, S. 2117–2129.
- Renner, T., Lan, T., Farr, K.M. et al.* (2018): Carnivorous plant genomes. In: *Ellison, A.M., Adamec, L.* (Hg.): *Carnivorous Plants: Physiology, ecology, and evolution*. Oxford, S. 135–153.
- Riegner, M.F.* (2013): Ancestor of the new archetypal biology: Goethe's dynamic typology as a model for contemporary evolutionary developmental biology. *Studies in History and Philosophy of Biological and Medical Sciences* 44, S. 735–744.

- Rieppel, O. (2011): Wilhelm Troll (1897–1987): Idealistic morphology, physics, and phylogenetics. *History and Philosophy of Life Sciences* 33, S. 321–342.
- Rosin, F.M., Kramer, E.M. (2009): Old dogs, new tricks: Regulatory evolution in conserved genetic modules leads to novel morphologies in plants. *Developmental Biology* 332, S. 25–35.
- Rutishauser, R. (1981): Blattstellung und Sprossentwicklung bei Blütenpflanzen. *Dissertationes Botanicae* 62.
- Rutishauser R. (2005): Der Bauplan abweichend gebauter Blütenpflanzen (Misfits) – Kontinuumsmodell ergänzt klassische Pflanzenmorphologie. In: Harlan V. (Hg.): *Wert und Grenzen des Typus in der botanischen Morphologie*. Nümbrecht, S. 127–148.
- Rutishauser, R. (2016): Evolution of unusual morphologies in Lentibulariaceae (bladderworts and allies) and Podostemaceae (river-weeds). *Annals of Botany* 117, S. 811–832.
- Rutishauser, R., Grob, V., Pfeifer, E. (2008): Plants are used to having identity crises. In: Minelli, A., Fusco, G. (Hg.): *Evolving pathways. Key themes in evolutionary developmental biology*. Cambridge, S. 194–213.
- Rutishauser, R., Isler, B. (2001): Developmental genetics and morphological evolution of flowering plants, especially bladderworts (*Utricularia*): Fuzzy Arberian Morphology complements Classical Morphology. *Annals of Botany* 88, S. 1173–1202.
- Rutishauser, R., Moline, P. (2005): Evo-devo and the search for homology ('sameness') in biological systems. *Theory in Biosciences* 124, S. 213–241.
- Rutishauser, R., Sattler, R. (1985): Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. I. General considerations. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 107, S. 415–455.
- Rutishauser, R., Sattler, R. (1997): Expression of shoot processes in leaf development of *Polemonium caeruleum*. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 119, S. 563–582.
- Sachtleben, P. (1994): *Mit den Augen denken lernen. Einführung in die Naturstudien Goethes*. Schaffhausen.
- Sattler, R. (1986): *Biophilosophy: analytic and holistic perspectives*. Berlin.
- Sattler, R. (1988): A dynamic multidimensional approach to floral morphology. In: Leins, P., Tucker, S.C., Endress, P.K. (Hg.): *Aspects of floral development*. Stuttgart. S. 1–6.
- Sattler, R. (1992): Process morphology: structural dynamics in development and evolution. *Canadian Journal of Botany* 70, S. 708–714.
- Sattler, R. (1994): Homology, homeosis, and process morphology in plants. In: Hall, B.K. (Hg.): *Homology: the hierarchical basis of comparative biology*. New York, S. 423–475.

- Sattler, R. (1996): Classical morphology and continuum morphology: opposition and continuum. *Annals of Botany* 78, S. 577–581.
- Sattler, R. (2001): Some comments on the morphological, scientific, philosophical and spiritual significance of Agnes Arber's life and work. *Annals of Botany* 88, S. 1215–1217.
- Sattler, R. (2018): Philosophy of Plant Morphology. *Elemente d. N.* 108, S. 55–79.
- Sattler, R.: Beyond Wilber: www.beyondwilber.ca/about/plantmorphology/plant_morphology.html (Zugriff 28. Februar 2018)
- Sattler, R., Jeune, B. (1992): Multivariate analysis confirms the continuum view of plant form. *Annals of Botany* 69, S. 249–262.
- Sattler, R., Rutishauser, R. (1990): Structural and dynamic descriptions of the development of *Utricularia foliosa* and *U. australis*. *Canadian Journal of Botany* 68, S. 1989–2003.
- Sattler, R., Rutishauser, R. (1997): The fundamental relevance of morphology and morphogenesis to plant research. *Annals of Botany* 80, S. 571–582.
- Schenk, H. (1886): *Die Biologie der Wassergewächse*. Bonn.
- Schilperoord-Jarke, P. (2000): Goethes Metamorphose der Pflanzen und die moderne Pflanzengenetik. In: Heusser, P. (Hg.): *Goethes Beitrag zur Erneuerung der Naturwissenschaften*. Bern, Stuttgart, Wien, S. 131–168.
- Schmitz, S. (2001): Barbara McClintock (1902–1992). In: *Darwin & Co. Eine Geschichte der Biologie in Portraits*. Vol. II. München, S. 490–505.
- Soltis, D.E., Chanderbali, A.S., Kim, S., Buzgo, M., Soltis, P.S. (2007): The ABC model and its applicability to basal angiosperms. *Annals of Botany* 100, S. 155–163.
- Soltis, P.S., Soltis, D.E. (2014): Flower Diversity and Angiosperm Diversification. In: Riechmann, J.L., Wellmer, F. (Hg.): *Flower Development*. New York, Heidelberg, S. 85–102.
- Troll, W. (Hg.) (1932): *Goethes Morphologische Schriften*. Jena.
- Troll, W. (1937/1939/1941): *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Vol.1/1–3. Berlin.
- Troll, W., Dietz, H. (1954): Morphologische und histogenetische Untersuchungen an *Utricularia*-Arten. *Oesterreichische Botanische Zeitung* 101, S. 165–207.
- Vergara-Silva, F. (2003): Plants and the conceptual articulation of evolutionary developmental biology. *Biology and Philosophy* 18, S. 249–284.
- Wagner, A. (2014): *Arrival of the Fittest: Solving evolution's greatest puzzle*. London.
- Wikipedia: Plant evolutionary developmental biology: https://en.wikipedia.org/wiki/Plant_evolutionary_developmental_biology (Zugriff 4. Februar 2018)

- Wirz, J. (2000): Typusidee und Genetik. In: *Heusser, P.* (Hg.): Goethes Beitrag zur Erneuerung der Naturwissenschaften. Bern, Stuttgart, Wien, S. 313–336.
- Wirz, J. (2008): Nicht Baukasten, sondern Netzwerk – die Idee des Organismus in Genetik und Epigenetik. *Elemente d. N.* 88, S. 5–21.
- Wolff, C.F. (1759): *Theoria Generationis*. Teil 1 & 2. Leipzig. 1896 neu herausgegeben von P. Samassa.
- Wróblewska, M., Dolblasz, A., Zagórska-Marek, B. (2015): The role of ABC genes in shaping perianth phenotype in the basal angiosperm *Magnolia*. *Plant Biology* doi:10.1111/plb.12392
- Wyder, M. (1998): Goethes Naturmodell. Die Scala Naturae und ihre Transformationen. Köln, Weimar, Wien.

Rolf Rutishauser
Institut für Systematische & Evolutionäre Botanik
Universität Zürich (ISEB-UZH)
Zollikerstr.107
CH – 8008 Zürich
rutishau@systbot.uzh.ch